

## MORPHOGENÈSE DU CRÂNE DES PRIMATES :

Analyse factorielle. Implications taxinomiques.

Place et redéfinition du genre *Homo*.

par N. PETIT-MAIRE et J. F. PONGE

RÉSUMÉ. — Une analyse factorielle de crânes de Primates décrit la variation totale de l'ordre à partir de la croissance post-natale et la position de quelques spécimens fossiles par rapport à la morphologie crânienne d'espèces actuelles.

ABSTRACT. — Factorial analysis of Primate crania describes total variation of the order throughout postnatal growth and position of some fossil specimen relative to present species cranial morphology.

---

La conception biologique (E. Mayr, 1974 ; J. Huxley, 1963 ; Tintant, 1970) nous semble depuis longtemps la seule capable de fournir une classification valable des espèces actuelles et fossiles. Elle permet, en effet, de considérer l'évolution, à l'intérieur d'un même phylum, non plus comme un défilé de types successifs (toujours plus nombreux à mesure que l'on découvre de nouvelles variations), mais comme un *déplacement progressif de la variabilité*. Tous les travaux effectués selon cette orientation (1) ont fait ressortir la difficulté et, très souvent, l'arbitraire ou la vanité des coupures taxinomiques multiples souvent effectuées, en paléontologie comme en anthropologie, au travers d'espaces de variation normaux.

Depuis 1957, nous avons essayé d'observer la variabilité de tous les Primates, actuels et fossiles, de la naissance à l'âge adulte des individus. Nous avons d'abord employé des méthodes graphiques bi-dimensionnelles, puis sommes passés à des analyses multifactorielles. Pour ces dernières, il nous a fallu faire divers essais méthodologiques afin de trouver le type d'analyse le plus apte à traduire à travers le temps de croissance (ontogenèse) et le temps géologique (phylogenèse), des phénomènes aussi diversifiés que ceux décrivant tout l'ordre des Primates.

---

(1) Citons en particulier les recherches de W. W. Howells sur le crâne humain actuel (1973) et celles de J. Chaline (1977) sur les Australopithèques.

Aujourd'hui, nous pensons pouvoir enfin regrouper en une seule analyse la variation ontogénique (à partir de la naissance) et évolutive des Primates. Il est évident que nos séries actuelles n'ont pas toujours de valeur statistique ; elles se réduisent aux individus mesurés dans certaines collections d'Europe occidentale : Paris, Tervuren, Zurich, Londres (1), Francfort (2). Les nouveau-nés et les spécimens juvéniles sont rares. Quant aux fossiles, nous sommes, hélas, encore très loin de pouvoir connaître leur variabilité ; de plus, nous n'avons pas toujours disposé des mensurations nécessaires à leur inclusion dans l'analyse, et laisserons à leurs auteurs le soin de les y introduire en données supplémentaires.

Cependant, étant donnée l'étendue de l'ensemble zoologique considéré et, nous le verrons, la netteté des sous-ensembles révélés, il semble que l'apport de nouveaux spécimens (actuels) ne changerait rien à leurs configurations, ni aux interprétations que l'on a pu en faire.

### MÉTHODES

*Echantillonnage.* Composé de Primates des deux sexes, de la naissance à l'âge adulte, il a été décrit dans nos travaux antérieurs (en particulier 1971). Nous ne reviendrons ici ni sur sa composition ni sur ses défauts (trop petit nombre d'individus juvéniles en particulier).

*La méthode d'analyse factorielle utilisée* est l'analyse des correspondances (Cordier, 1965 ; Benzecri *et al.*, 1973 ; Lebart et Fénélon, 1973). Son principe ne sera pas exposé ici : il a également déjà été largement décrit dans nos travaux antérieurs (1972, 1974). Cependant, un certain nombre d'innovations ont été apportées :

*Dédoublage des variables* : si l'on effectue une analyse portant sur les 12 variables effectivement mesurées, chaque point représentant une mesure (sur le graphique établi à l'aide des coordonnées factorielles) est situé à proximité des individus pour lesquels cette mesure présente la plus forte valeur. Par conséquent, on ignore où se trouvent les individus chez lesquels cette même mesure a une faible valeur. Or, en biométrie, forte valeur et faible valeur jouent un rôle symétrique et ont autant d'importance l'une que l'autre ; il est donc logique de dédoubler chaque variable en lui adjoignant une mesure qui varie en sens inverse : soit l'inverse  $l' = \frac{1}{l}$ , soit un complément  $l' = C - l$ . C'est cette dernière solution qui est conseillée, car on démontre que, dans ce cas, les points représentatifs de la mesure  $l$  et de la mesure  $l'$  sont opposés par rapport à l'origine, ce qui facilite l'interprétation.

On peut objecter à ce procédé le fait que le premier facteur issu de l'analyse (mis à part le facteur trivial) sera un facteur de taille, opposant

---

(1) La plupart des fossiles analysés ont été mesurés par M. C. Chevillard, sur les indications des auteurs, au British Museum of Natural History, Londres.

(2) Par ordre d'importance des séries examinées.

par exemple les petits crânes et les grands crânes, ce qui est, somme toute, banal. Or, justement, c'est l'un des phénomènes que nous voulons mettre en évidence, et l'on sait quelle importance revêt la taille générale du crâne dans l'évolution des Primates et l'apparition des Hominidés.

*Données manquantes* : Il a été possible d'introduire, dans l'analyse, des individus sur lesquels les 12 mesures n'ont pu être relevées (ce qui est souvent le cas chez les fossiles très incomplets). C'est la méthode exposée par Benzecri (1973) qui a été utilisée, quoique légèrement adaptée. Benzecri propose de remplacer chaque donnée manquante par le produit de la ligne et de la colonne dans la matrice des données initiales, puis de faire une analyse sur une telle matrice. A l'aide des premiers facteurs extraits (ceux qui sont interprétables, deux ou trois selon les cas) et en utilisant la formule de *reconstitution des données*, on reconstruit une matrice de départ, sur laquelle on fait une nouvelle analyse, etc... On observe que le phénomène est convergent et aboutit donc à une valeur d'équilibre qui correspond à la meilleure simulation possible (compte tenu du profil des autres mesures effectuées).

Dans le cas présent, un tel procédé est permis, étant donné la forte corrélation existant entre certaines variables (3 ou 4 mesures suffisent presque à caractériser un crâne) et le fait que l'introduction d'individus nouveaux ne changera pas complètement les résultats de l'analyse puisque l'on a déjà des crânes entiers de tous les groupes de Primates.

Les individus correspondant à ces crânes incomplets ont été *placés en variables supplémentaires*, afin de faire l'économie de toutes les *diagonalisations* (recherche des valeurs et vecteurs propres) nécessaires à la convergence. Cela est possible, car on peut supposer ici que l'introduction d'un individu nouveau ne change pas la position des autres. D'ailleurs, l'efficacité de la méthode a été vérifiée aisément à l'aide des espèces pour lesquelles on disposait de crânes complets et de crânes incomplets : leur position est identique.

*Les variables homologues utilisées* ont été désignées par des analyses discriminantes entre les 45 mensurations prises au départ (1972). Elles sont au nombre de 12 et suffisent à définir la variation et à exprimer les différences crâniennes entre toutes les espèces de l'Ordre. Il s'agit des données suivantes :

- Largeur bi-pariétale maximale.
- Largeur frontale minimale.
- Largeur bi-stylo-mastoïdienne.
- Largeur bi-auriculaire.
- Largeur du palais.
- Largeur bi-zygomatique.
- Hauteur basion-bregma.
- Hauteur nasion-prosthion.
- Longueur nasion-opisthocranion.
- Longueur basion-nasion.
- Longueur basion-prosthion.
- Longueur du palais.

Les mensurations ont été prises selon les techniques classiques, à l'exception des longueur et largeur du palais, mesurées selon la méthode définie en 1961 par l'un de nous.

## RÉSULTATS

Le graphique 1 présente les résultats de l'analyse pour les deux premiers axes factoriels qui décrivent 97,5 % de la variation (il semble donc inutile de considérer les autres axes qui ne reflètent plus que des variations individuelles). L'axe 1 traduit surtout le format crânien, tandis que l'axe 2 reflète le degré de développement facial relatif.

Avant de décrire rapidement et de tenter quelques interprétations de ce graphique, rappelons à nouveau que toutes nos observations ne concernent que la partie de la morphologie cranio-faciale qui peut être exprimée biométriquement. La morphologie des régions auditive et nasale ainsi que celle des dents, si importante dans la différenciation des Primates, ne sont pas exprimées ici : il faudrait un autre type d'analyses pour tenir compte à la fois des caractères descriptifs et des caractères mesurables. Cependant, il est logique de penser que, dans l'architecture cranio-faciale, les corrélations morphologiques sont très serrées et que nous possédons quand même, dans ce type d'étude, un reflet indirect des caractères non mesurés.

### *Primates actuels.*

E. Simons (1972) a fortement souligné les limites et les dangers présentés par la construction d'arbres phylogénétiques : absence d'une troisième dimension graphique, absence de données sur la variation des *populations* fossiles (et non des individus, nous revenons à la conception biologique de l'espèce), nécessité de désigner des ancêtres directs ou de multiplier des rameaux, « effet graphique » d'orientation de l'évolution dû à la position des branches, etc...

L'arborescence qui apparaît sur le graphique 1 n'a pas été construite arbitrairement : elle est le résultat direct de l'analyse factorielle et représente des axes de croissance relative. L'ensemble des individus analysé se divise en au moins 4 groupes très nets, séparés par des hiatus, mais tous reliés à la base. Cela traduit la différenciation progressive du crâne au cours de l'ontogenèse post-natale, démonstration des lois de Von Baer et des processus d'interaction format-forme. Les pentes caractéristiques de chaque famille (ou super-famille) traduisent les adaptations ou les tendances évolutives du crâne propres au groupe. Nous ne reviendrons pas sur ce sujet déjà largement traité (Petit-Maire, 1957, 1966, 1967, 1970, 1971).

Les faits les plus frappants sont, au niveau général :

— La similitude morphologique de tous les « petits crânes », adultes ou juvéniles, la variabilité augmentant avec le format (lois de Von Baer et de Cope). Les variations importantes de forme ne sont donc possibles qu'à partir d'un certain format, en deçà duquel elles sont négligeables. L'origine

des Prosimiens et des Simiens est la même et proche de la position des Insectivores. Pour ces derniers, nous ne disposons que d'individus adultes mais la localisation des plus petits formats indique que la droite de croissance rejoint la base du tronc commun.

— L'allongement progressif du temps de croissance des espèces dans le gradient *morphologique* Prosimiens-Cercopithécidés, Pongidés, Hominidés (A voir ce graphique, l'on peut se demander ce qui se passerait si chaque espèce actuelle grandissait en suivant la loi d'allométrie).

— L'importance des hiatus entre les familles chez les Simiens, cela à partir d'un stade de croissance correspondant à l'apparition des deux premières molaires permanentes (Petit-Maire, 1966, etc...), contrastant avec l'imbrication des variations des Prosimiens. Souvenons-nous à ce propos de la théorie émise par Goodman (1972) : le placenta épitheliochorial des Prosimiens favoriserait — par ses échanges plus réduits avec le sang maternel — la conservation des mutants et élargirait ainsi la variabilité des espèces.

— La confusion des Cébides et des Cercopithécidés de grand format. Les Callithricidés semblent plus Prosimiens que Simiens, mais cela peut n'être que la conséquence de leur petit format. Biegert (1963) a déjà souligné le danger d'interpréter de même manière des spécimens de tailles différentes. Hershkovitz (1970) remarquait que, chez les Platyrrhiniens, les proportions cranio-faciales semblaient gouvernées par le format absolu. Le graphique 1 montre l'exactitude de cette observation.

Quelques cas particuliers ont retenu notre attention.

Le Tarsier se trouve à la « racine » de la divergence Primates-Insectivores, aux côtés des Cheirogaléinés. Sa petite taille est sans doute responsable de cette position. N'oublions pas les limites de cette étude qui, dans le cas précis, ne tient compte ni de la placentation, ni des caractères évolués de la région nasale.

Sur le graphique, la succession Chéirogaléinés-Lémuriformes-Lorisiformes est en faveur de l'inclusion des Chéirogales dans les Lémuriformes. Cependant la proximité des variations chez les Prosimiens et leur intrication fréquente nous permet d'appuyer ici Hoffstetter (1974) qui emploie le terme de « unsubstantiated » au sujet de la division classique en Lémuriformes et Lorisiformes.

*Propithecus* présente un cas curieux, le seul observé, de dédoublement de la variation dans un même genre. Nous y reviendrons dans un article ultérieur sur les seuls Prosimiens.

*Daubentonia* est à la frange de la variation des Cercopithécidés, parmi les plus petits Cercopithèques : la forme globuleuse de son crâne est responsable de cette position, puisque ses caractères aberrants de type rongeur ne sont pas pris en considération ici. En l'absence de crânes juvéniles et de spécimens fossiles, *Daubentonia* reste difficile à interpréter.

Les Hylobatidés, nous l'avons déjà vu à plusieurs reprises (Petit-Maire, 1966 à 1974), se placent parmi les *Cercopithecoidea*, à la frange du nuage correspondant aux plus faibles valeurs faciales du groupe. Un hiatus très marqué les sépare des Pongidés. Cette position cranio-faciale n'est contredite

ni par la morphologie du reste du squelette (posture) ni par la paléontologie (Ankel, 1965).

*Homo*, représenté ici par des individus de populations très diverses (Australiens, Européens, Mélano-africains, Mongols, Tasmaniens) est homogène et peut être défini à nouveau (Petit-Maire, 1966) comme le Primate dont la croissance est la plus longue, caractérisée par une augmentation préférentielle des largeurs et des hauteurs crâniennes.

### *Les Primates fossiles.*

Nous avons déjà souligné les carences de notre échantillon qui est bien loin de comporter tous les Primates connus et encore plus loin d'être représentatif des populations fossiles. D'ailleurs, seuls quelques spécimens ont pu être intégrés à l'analyse, à titre d'exemple : ceux qu'on a pu mesurer sur les pièces originales des collections d'Europe occidentale. Cependant, leur position relativement à la variation des espèces actuelles, prise comme toile de fond, est significative. Nous souhaitons que les divers inventeurs de fossiles replacent leurs trouvailles dans le cadre de ce travail qui n'est pas fait pour demeurer statique, mais *pour être constamment complété*, jusqu'à ce qu'un nombre suffisant de pièces, jeunes et adultes, puisse être considéré comme représentant la variation des populations fossiles. Ce n'est qu'alors qu'il sera possible de tirer de tels abaques des conclusions phylogénétiques solides. En attendant ce jour, nous pouvons faire ici quelques constatations morphologiques :

Aucun fossile, à quelques rares exceptions près, ne se trouve « mal placé » par rapport à leur classification généralement acceptée.

Le rapprochement des Nécrolémurs des phosphorites du Quercy avec les Tarsiers est net. Chez *Adapis parisiensis* et *Adapis magnus* les différences de formes sont effacées, chez les individus de petite taille, par le format réduit ; ils se placent aux côtés de *Pronycticebus* qui n'est pas plus près des Tarsioïdes que les autres Adapinés (donnant ainsi raison à Simons contre Stehlin et Gregory). *Smilodectes* est, lui, un peu plus proche de « l'axe » insectivore.

Dans les Lémurs, la position d'*Archeolemur* concrétise l'opinion de Forsyth-Major (1900), le plaçant à mi-chemin entre Cébides et Cercopithecidés par son net raccourcissement facial. Le gigantisme de *Megaladapis* est, bien entendu, exceptionnel, dans le prolongement de l'axe des Lémurs. *Mesopropithecus pithecoïdes* est un *Propithecus* de plus grand format. Ces deux derniers cas illustrent le phénomène décrit par de Beer comme « l'hypermorphose » et que nous retrouverons, chez les Néandertaliens, dans des proportions légères, comparables à celles de *Mesopropithecus* par rapport à *Propithecus*.

*Aegyptopithecus zeuxis*, selon Simons « le lien unissant les Primates primitifs du Paléocène-Eocène aux anthropomorphes du Miocène d'Afrique de l'Est » et classé par lui (1972) dans les *Hominoidea*, est un spécimen très important que nous sommes heureux d'avoir pu analyser ici. Il est logique



que son long museau prognathe et son petit crâne cérébral le placent entre *Lemur* et *Propithecus*. Simons a souligné, par opposition à sa denture très évoluée, l'aspect presque Lémurien de son crâne cérébral, plus petit que celui de n'importe quel singe actuel. Ces faits sont parfaitement illustrés sur le graphique 1 qui donne la position exacte des spécimens fossiles par rapport à la variation des espèces actuelles.

*Simopithecus* se classe bien parmi les plus grands babouins.

Ne revenons pas sur la position d'*Australopithecus*, déjà commentée dans d'autres travaux (1966, etc...) qui avaient, en étude bi-dimensionnelle, montré le même résultat : *A. robustus* se trouve parmi les grands chimpanzés mâles ou les jeunes gorilles, *A. africanus* parmi les jeunes gorilles et les chimpanzés femelles. Il pourrait donc s'agir, en ce qui concerne ces caractères cranio-faciaux, d'une différence spécifique ou bien, c'est peut-être plus plausible, d'un simple dimorphisme sexuel. Chaline (1977) vient de montrer qu'il en allait de même pour la denture. Il aurait été très intéressant de porter *H. habilis* sur ce graphique, malheureusement nous ne disposons pas des mesures nécessaires.

Les Néandertaliens sont dans l'axe de la variation humaine actuelle mais la dépassent un peu par leur plus grand format (hypermorphose).

#### INTERPRÉTATIONS ET CONCLUSIONS

Il est évidemment très difficile de passer d'une étude morphologique à la phylogénèse, en raison du trop petit nombre de crânes fossiles inclus et du fait que la recherche se limite à un seul ensemble osseux. Cependant des faits se dégagent.

Il est visiblement certain qu'un grand format offre des possibilités évolutives meilleures qu'un petit format, probablement parce que la croissance des espèces est plus longue et permet des « réglages » plus diversifiés. Cette observation peut d'ailleurs être présentée inversement : les espèces qui ont suivi, à partir du « moule morphologique » commun à tout l'Ordre, l'évolution la plus diversifiante l'ont fait en partie par le biais de l'allongement de leur temps de croissance et, ainsi, de possibilités plus nombreuses de modifier ses rythmes. Ces réglages du temps d'action des gènes commandant le développement de telle ou telle structure peuvent être plus ou moins fins et ne supposent aucune des mutations brutales que l'on a parfois imaginées à l'origine des processus de spéciation.

En l'absence d'une troisième dimension verticale sur notre graphique (le temps géologique où se placent les fossiles), il est malaisé de se représenter des axes d'évolution semblables à ceux qui apparaissent pour l'ontogénèse. L'existence d'un tronc commun est, malgré tout, bien visible. Les « branches » qui s'en sont détachées ne pourront être définies avec certitude, nous l'avons déjà dit, que lorsque nous pourrions inclure dans des analyses de ce type, non seulement des *individus* fossiles mais, comme pour les fins de phylums actuels, des *populations* fossiles.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANKEL (F.), 1965. Der Canalis sacralis als Indikator für die Länge der Caudal region der Primaten. *Folia primat.*, **3**, pp. 263-276.
- BENZECRI (J. P.) et al., 1973. *L'Analyse des données*, t. II : *L'Analyse des correspondances*. Dunod, Paris, 619 p.
- BIEGERT (J.), 1963. The Evaluation of characteristics of the skull, hands and feet for Primate taxonomy. in *Class. and Human evolution*. Aldine, pp. 115-145.
- CHALINE (J.) et MARCHAND (D.), 1975-1976. Une solution biologique au problème des Australopithèques. *Bull. du Muséum d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, fasc. n° 20, pp. 5-26.
- COPE (E. D.), 1888. On the origin of Genera. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*.
- CORDIER (D.), 1965. *L'analyse factorielle des correspondances*. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Rennes.
- DE BEER (G.), 1958. *Embryos and ancestors*. Clarendon Press, Oxford, 197 p.
- FORSYTH-MAJOR, 1900. A Summary of our present Knowledge of extinct Primates from Madagascar. *Geol. Mag.* **7** (4), pp. 492-499.
- GOODMAN (M.), 1964. The Specificity of Proteins and the process of Primate evolution. *Protides of the Biological Fluids*, ed. H. Peeters, Amsterdam, pp. 70-86.
- HERSHKOVITZ (P.), 1970. Notes on Tertiary platyrrhine monkeys and description of a new genus from the Late Miocene of Colombia. *Folia Primat.*, **12**, pp. 1-37.
- HOFFSTETTER (R.), 1974. Phylogeny and Geographical Deployment of the Primates. *J. Hum. evol.*, **3**, pp. 327-350.
- HOWELLS (W. W.), 1966. Craniometry and multivariate analysis. *Papers Peabody Mus. Archeol. Ethnol.*, **57**, pp. 1-43.
- LEBART (L.) et FENELON (J. P.), 1973. *Statistique et informatique appliquées*. Dunod, Paris, 457 p.
- Mc KENNA (M. C.), 1966. *Classification, range and deployment of the Prosimian Primates*.
- HEINTZ (N.), 1961. Nouvelles mesures du palais. *Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthrop. Paris*, n° 4, pp. 416-423 (1).
- HEINTZ (N.), 1964. Aspects infantiles tardifs de la croissance du crâne humain. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **259** (D), pp. 2297-2299 (1).
- PETIT-MAIRE (N.), 1966. *Le crâne des Anthropomorphes. Croissance relative, variabilité, évolution*. Tervuren, Belgique : Musée royal de l'Afrique centrale. Ann. n.s. in-4°, Sc. zool., n° 6, 2 vol., 122 et 100 p., 94 graph., 28 fig.
- HEINTZ (N.), 1966. L'arcade alvéolaire antérieure de la mandibule des hominidés. Croissance, variabilité, évolution. *Ann. Paléont.*, **52**, pp. 91-110 (1).
- HEINTZ (N.), 1966. Tentative de définition du genre *Homo* d'après les caractères biométriques crâniens. *Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthrop. de Paris*, **4**, pp. 393-407 (1).
- PETIT-MAIRE (N.), 1971. Morphogenèse du crâne des Primates. *L'Anthropologie*, **75**, n° 1-2, pp. 85-117.
- PETIT-MAIRE (N.), 1972. Tendances évolutives de la denture inférieure permanente des Hominidés au Quaternaire. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **274** (D), pp. 365-368 (en collab. avec CHARON M.).
- PETIT-MAIRE (N.), 1972. Evolutive trends and comparative ontogenesis in primate cranium. *J. of Human Evol.*, **1**, pp. 17-22.
- PETIT-MAIRE (N.), LESSERTISSEUR (J.) et NAKACHE (J. P.), 1973. Etude des caractères cranio-faciaux dans l'Ordre des Primates. Apport de l'analyse factorielle des correspondances et de l'analyse discriminante. *Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthrop. de Paris*, **9** (XII), pp. 269-291.
- PETIT-MAIRE (N.), LESSERTISSEUR (J.) et NAKACHE (J. P.), 1974. Application of the principal component analysis using the Chi-square metric (« Analyse factorielle des correspondances ») to the study of cranial characters in primates. *J. of Hum. Evol.*, **3**, pp. 19-35.

---

(1) N. HEINTZ = N. PETIT-MAIRE.



- PETIT-MAIRE (N.), LESSERTISSEUR (J.) et NAKACHE (J. P.), 1974. Analyse factorielle de la position morphologique du genre *Homo* dans l'ordre des Primates. *Bull. de la Soc. Géol. de Fr.*, XVI, n° 4, pp. 418-422, 3 fig.
- SIMONS (E.), 1972. *Primate evolution*. Mac Millan, Londres, 322 p.
- TINTANT (H.), 1970. La Conception biologique de l'espèce et son application en stratigraphie. Coll. Orsay, 18 p. ronéo.
- TINTANT (H.), 1974. Les Méthodes quantitatives en paléontologie, domaines d'application et limites. *B.S.G.I.* (7), 16, 4, pp. 333-335.

N. PETIT-MAIRE, Laboratoire de Géologie du Quaternaire du C.N.R.S., Centre Universitaire de Luminy, 13288, Marseille Cedex 2.

J. F. PONGE, Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum d'Histoire Naturelle, 91 Brunoy.

---

1F La frontale  
 lbp La bi-pariétale  
 BB Ba Bregma  
 lba La bi-auriculaire  
 NO Na Opisthion  
 lp La du palais  
 BN Ba Nasion  
 NP Na Prosthion  
 lBS La bi-stylomastoïdienne  
 lBZ La bi-zygomatique

1 Necrolemur  
 2 Pronycticebus  
 3 Smilodectes  
 4 Adapis magnus  
 5 Mesopropithecus  
 6 Lemur jullyi  
 7 Lemur insignis  
 8 Archeolemur  
 9 Paleopropithecus  
 10 Megaladapis  
 11 Aegyptopithecus  
 12 Simopithecus  
 13 Mesopithecus  
 14 Australopithecus africanus  
 15 Australopithecus robustus  
 16 Homo erectus  
 17 Homo sapiens neandertalensis  
 18 Homo sapiens sapiens fossilis

Tenrec  
 Erinaceus  
 \* Tupia  
 Nycticebus  
 Perodicticus  
 A Loris  
 Galago  
 F Euoticus  
 F Galagoides  
 Microcebus  
 Cheirogaleus  
 Phaner  
 Hapalemur  
 Lemur  
 Varecia  
 Lepilemur  
 Propithecus  
 K Ayahi  
 X Indri  
 Daubentonina  
 Tarsius  
 Alouatta  
 Pithecia  
 Callicebus  
 Cebus  
 Saimiri  
 Ateles  
 Brachyteles  
 Lagothrix  
 Leontideus  
 Saginus  
 Callithrix  
 Cebuella  
 Cercopithecus  
 Colobus  
 Presbytis  
 Pygathrix  
 Papio  
 Macaca  
 Erythrocebus  
 Hylobates  
 Symphalangus  
 Pongo  
 Pan  
 Gorilla  
 Homo